DOI:10.11931/guihaia.gxzw202409031

鸢尾属 31 个分类群的花粉形态及其分类学意义

朱莹*，宋华，李凯，张蕾，王白冰

（北京市植物园管理处，植物迁地保护国家林业和草原局重点实验室，

北京市花卉园艺工程技术研究中心，北京，100093）

摘　要：为研究鸢尾分类群的花粉形态及其分类学潜在意义，以鸢尾属 3 个亚属的 31 个分类群的花粉为试验材料，采用临界点干燥法进行材料制备，对供试材料的花粉形态进行了扫描电镜观察和系统聚类分析。结果表明：（1）31 个分类群的花粉均为异极单粒花粉，具远极沟，花粉大小中等或大，扁球形、近扁球形或圆球形；远极沟膜光滑或具纹饰膜；花粉外壁具半覆盖层或无覆盖层，外壁纹饰通常为不同类型的异型网状，少数为芽孢状-杵状。（2） 在大苞鸢尾、矮鸢尾和囊花鸢尾花粉粒中发现具环状远极沟的花粉；在胡氏鸢尾的花粉粒上发现双极沟现象，这在鸢尾属中为首次报道。（3） 系统聚类分析显示：在平方欧氏距离为 10 时，31 个鸢尾分类群的花粉聚为西伯利亚鸢尾型、德国鸢尾型、短旗鸢尾型、紫苞鸢尾型、燕子花型和琴瓣鸢尾型 6 类，参试分类群基本按照形态分类学的亚属、组和系的关系聚类。6 个类型中，德国鸢尾型的花粉粒最大，紫苞鸢尾型的花粉粒最小。短旗鸢尾型花粉无覆盖层，外壁纹饰为芽孢状-杵状。琴瓣鸢尾型花粉为近扁球形，远极沟具纹饰膜。（4） 3 个亚属花粉形态可能的系统发育趋势为无附属物亚属较有髯鸢尾亚属更原始，紫苞鸢尾系是所研究种类中最原始的类群，野鸢尾亚属和冠饰鸢尾组可能是无附属物亚属向有髯鸢尾亚属过渡的中间类型。（5）临界点干燥法和 2,2-二甲氧基丙烷（DMP）直接法是适宜鸢尾属植物花粉材料制备的方法。该研究结果反映出 31 个鸢尾属分类群花粉形态既具有一致性又具有差异性，孢粉学特征可作为属内划分亚属、组和系的辅助手段，提供可靠的孢粉学依据。

关键词：鸢尾属，临界点干燥法，花粉形态，分类学意义，扫描电镜

中图分类号：Q944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：

Pollen morphology of 31 taxa of the genus *Iris* L. (Iridaceae) and its taxonomic implications

ZHU Ying*, SONG Hua, LI Kai, ZHANG Lei, WANG Baibing

(*Beijing Botanical Garden, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Plant Ex Situ Conservation, Beijing Floriculture Engineering Technology Research Centre,* Beijing 100093, China)

Abstract: To investigate the pollen morphology and its potential taxonomic implicatons for the genus *Iris* L. (Iridaceae), the pollen grains of 31 *Iris* taxa were researched by using scanning electron microscopy (SEM) and their pollen morphology was clustered and analyzed. Pollen grains were prepared using the critical-point drying method. The results were as follows: (1) All the pollen grains of the 31 taxa were monad, heteropolar and sulcate, oblate, suboblate or spheroidal in shape, with medium or large size. The sulcus membrane was smooth or ornamented. The pollen grains were semitectate or atectate, with different types of heterobrochate (rarely gemmate-clavate) exine ornamentation. (2) Zonasulcate pollen grains were found in *Iris bungei, Iris kobayashii* and *Iris ventricosa*. For the first time the disulcate pollen grains were found in *Iris hookeri* in the genus *Iris*. (3) Cluster analysis showed that at a squared Euclidean distance of 10, 31 taxa could be clustered into six types (i.e., Sibirica type, Germanica

基金项目：北京市公园管理中心科技项目（ZX2019010, ZX2023011）。

第一作者：朱莹（1973—），硕士，教授级高级工程师，主要从事园林植物研究，（E-mail）873872972@qq.com。

*通信作者

type, Pumila type, Ruthenica type, Laevigata type and Spuria type). The taxa studied cluster basically in accordance with the subgenera, sections and series of the morphotaxonomy. Of the six types, the Germanica type had the largest pollen grains and a heterobrochate reticulate exine with the largest lumina, while the Ruthenica type had the smallest pollen grains and a microreticulate or nanoreticulate exine. The Pumila type was characterized by atectate pollen grains with a gemmate-clavate exine ornamentation and the Spuria type was characterized by suboblate shape pollen grains with an ornamented sulcus membrane. (4) The possible evolutionary trends of the pollen morphology of three subgenera were proposed: the subgenus *Limniris* was more primitive than the subgenus *Iris*, series *Ruthenicae* was the most primitive taxon among the species studied, and subgenus *Pardanthopsis* and section *Lophiris* could be the intermediate types in the transition of the subgenus *Limniris* to the subgenus *Iris*. (5) The critical-point drying method and 2,2-dimethoxypropane (DMP) direct method were suitable methods for the preparation of pollen micromorphology of the genus *Iris*. The results of this study indicate that the pollen morphology of 31 *Iris* taxa reflects both consistency and differences. The morphology data of pollen can be used as supplementary characteristics to identify the subgenera, sections and series, providing reliable palynological evidence.
Key words: *Iris*, critical-point drying method, pollen morphology, taxonomic implications, SEM

鸢尾属（*Iris* L.）植物是世界著名的观赏植物，全世界约 260 种，分布在北半球温带地区，主要分布在欧亚大陆和北美，约有 4 种分布在北非（Wilson, 2011）。中国是鸢尾属分布中心之一，约产 58 种，其中 21 种为特有种（Zhao et al., 2000）。鸢尾属植物目前的属下分类主要基于形态学，但由于种类众多，表型变异和遗传多样性丰富，从而造成分类上的诸多困难，建立了很多分类系统，其中以 Dykes（1913）、Lawrence（1953）、Rodionenko（1987）、赵毓棠（1985）和 Mathew（1989）分类系统的影响最大（程琳等，2021）。这些系统各有侧重，对冠饰鸢尾类群、琴瓣鸢尾类群、野鸢尾类群和球根鸢尾类群的分类地位意见并不一致。近年来，一些学者通过分子研究对属下分类系统进行了调整和修订（王玲和卓丽环，2006；Wilson, 2009；牟少华等，2011；Kang et al., 2020)，Wilson 在前人的基础上结合多种学科证据提出了修订的分类系统（Wilson, 2011），但此系统还未被广泛认同，目前国际上比较通用的为 Mathew（1989）系统。

花粉是高度退化的雄配子体，其形态特征受植物基因型控制而不受外界环境的影响，具有极强的遗传保守性，其大小、形状、外壁纹饰及萌发器官作为重要的孢粉学分析指标比其他性状更稳定（武海霞等，2012）。在最低的分类水平（属、种）上，花粉独特的形态和结构性状的组合通常指向某一特定的属或种，因此即使非常不明显的性状也具有系统学价值（Halbritter et al., 2021），特别是在分类群界定方面，在多基因树研究的结果相互矛盾时，花粉数据结合其他形态学证据已成为评判最具代表性基因树的一个重要指标（Ulrich et al., 2013）。孢粉学早在上世纪 90 年代便用于鸢尾属的系统发育研究，一些学者对特定亚属或特定地区的类群进行了详细的研究并指出了鸢尾属属下花粉特征的进化趋势和分类价值（Colasantem et al., 1989；Goldbatt & Thomas, 1992；Pinar & Dönmez, 2000；Dönmez & Pinar, 2001)。国内学者对 34 种国产鸢尾属植物进行了花粉形态结构的研究，为鸢尾属的系统分类与进化提供了初步的孢粉学资料（齐耀斌和赵毓棠，1987；杨瑞林，2002；余小芳等，2010；马玉梅等，2017)。但是，这些研究系采用自然干燥法或乙酰分解法处理样品，花粉收缩变形比较严重，从而未能获得完整清晰的图片来准确描述花粉的形态特征。

因此，本研究以国家植物园（北园）鸢尾属种质资源圃为依托，采用临界点干燥法进行花粉制备，通过对原产中国或在中国有栽培的鸢尾属 31 个分类群的花粉进行扫描电镜观测与聚类分析，拟探讨以下问题：（1） 31 个分类群在亚属间、组间、系间及种间花粉形态上有何异同；（2） 鸢尾属植物孢粉学证据的分类意义及花粉形态的进化趋势；（3） 适宜鸢尾属植物花粉制备的方法。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料（表 1）为鸢尾属的 31 个分类群（3 个亚属 5 个组 7 个系的 28 个种 2 个变种和 1 个变型）。野鸢尾亚属（subgenus *Pardanthopsis*）分类依据 Wilson（2011）系统，其他亚属分类依据 Mathew（1989）系统。材料全部来自国家植物园（北园）资源圃。扁竹兰（*Iris confusa*）和胡氏鸢尾（*I. hookeri*）为 2023 年采集的花粉自然干燥后储存在 4 ℃冰箱备用，其余种类为 2024 年花期采集的新鲜花粉。

1.2 方法

1.2.1 花粉的采集与处理

选择即将开放的花蕾，套上纸袋，待花朵初开花粉散出时采集花药，放入 2 mL 离心管，迅速用 2.5%戊二醛固定液固定后放入 4 ℃冰箱备用。固定时间 10 h 以上，但不宜超过 10 d。

1.2.2 扫描电镜样品制样

将花粉从固定液中取出，进行 30%-50%-70%-100%-100%的乙醇梯度脱水，每个浓度 15 min，脱水完毕后将样品从 100%的乙醇中取出，放入超临界干燥机（品牌型号：Tousimis Autosamdri-815, Seris A）中进行临界点干燥。干燥时间 1 h，干燥后的花粉用导电胶带固定在样品台上进行喷金镀膜（喷金仪品牌型号：HIYACHI MC1000），然后进行扫描电镜（SEM）观测拍照（SEM 品牌型号：HIYACHI SU8020）。观测内容包括花粉群体（150~200 倍）、赤道面观（1 000-2 000 倍）、极面观（1 000~2 000 倍）、外壁纹饰（5 000 倍、15 000 倍）、萌发区（15 000 倍）等。扁竹兰和胡氏鸢尾的储存花粉采取了两种方法，第一种方法是自然干燥法，即直接用干燥花粉喷金观测（下文简称干花粉）。第二种方法是先用 2.5%戊二醛固定液进行固定，后面步骤与其他新鲜花粉一致。

1.2.3 分析方法

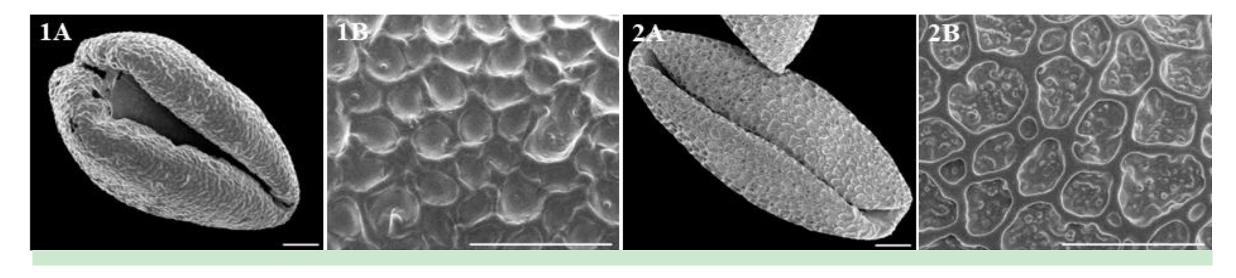
每个分类群选择 20 个正常花粉粒，用 Nano Measurer 1.2 软件测量极轴长（P）、赤道轴长（E），并计算 P/E 值。花粉形态描述参考《中国木本植物花粉电镜扫描图志》及《图解花粉术语》（李天庆等，2011；Halbritter et al., 2021）。选取极轴长、赤道轴长、远极沟长、花粉粒形状、极面观轮廓、远极沟膜、纹饰类型、网眼级别 8 个指标，利用 SPSS 统计软件采用平方欧氏距离法进行系统聚类分析。

2 结果与分析

2.1 花粉形态特征

2.1.1 干花粉的形态特征

扁竹兰与胡氏鸢尾的干花粉形状为舟形，花粉萌发区内陷，基本看不到远极沟膜，外壁纹饰亦模糊不清（图1）。除特别指明，下文中二者花粉形态均为临界点干燥法制备的花粉。



1. 扁竹兰；**2**. 胡氏鸢尾。**A**. 远极面观；**B**. 外壁纹饰。比例尺：10 μm。

1. *Iris confusa*; **2**. *Iris hookeri*. **A**. Polar distal view; **B**. Exine ornamentation. Scale bars 10 μm.

图 1 扁竹兰和胡氏鸢尾的干花粉形态

Fig. 1 Dry pollen morphology of *Iris confusa* and *Iris hookeri*

2.1.2 花粉粒大小和形状

31 个分类群的花粉均为异极单粒花粉（表 1，图 2-图 7），中等大小或大。紫苞鸢尾（*I. ruthenica*）、单花鸢尾（*I. uniflora*）和矮鸢尾（*I. kobayashii*）3 个种为中等大小（最大直径 26~50 μm），其余种类均为大（最大直径 51~100 μm）。不同种之间极轴长和赤道轴长有极显著差异（表 1）：有髯鸢尾组（section *Iris*）的 3 个种花粉粒较大，极轴长和赤道轴长均大于 70 μm，冠饰鸢尾组（section *Lophiris*）的鸢尾（*I. tectorum*）的花粉粒也较大，极轴和赤道轴长为 80 μm 左右，与香根鸢尾（*I. pallida*）相似。紫苞鸢尾系（series *Ruthenicae*）的 2 个种花粉粒最小，极轴和赤道轴长度均在 40 μm 左右，仅为鸢尾（*I. tectorum*）和香根鸢尾的 1/2。

绝大多数种类的花粉粒形状（基于 P/E 比值）为圆球形（图 2-图 7），琴瓣鸢尾（*I. spuria*）、喜盐鸢尾（*I. halophila*）和矮鸢尾等 8 个种 1 个变种为近扁球形，玉蝉花（*I. ensata*）及其变种野花菖蒲（*I. ensata* var. *spontanea*）为扁球形。圆球形花粉粒的极面观轮廓为圆形，扁球形和近扁球形花粉粒的极面观轮廓为椭圆形。

2.1.3 萌发沟

31 个分类群的花粉粒均具有远极单沟（以下简称远极沟）（图 2-图 7），仅胡氏鸢尾发现极少量的具双极沟的花粉粒（图 8：1）。不同分类群之间远极沟的长度和宽度具有较大的变化，多数种类远极沟的长度约为花粉粒周长的 1/2，但也有的种类远极沟向近极面延伸形成延伸远极沟甚至环状远极沟。如长白鸢尾（*I. mandshurica*）的萌发沟为延伸远极沟（图 2：4），长度达到花粉粒周长的 2/3。大苞鸢尾（*I. bungei*）、囊花鸢尾（*I. ventricosa* ）和矮鸢尾 3 个种的萌发沟也为延伸远极沟，且部分花粉粒远极沟延伸形成了环状远极沟（图 8：2-4）。萌发沟的宽度变化也较大，香根鸢尾（图 2：1）、膜苞鸢尾（*I. scariosa*）（图 2：2）、冠饰鸢尾组的 3 个种（图 3：6-8）及细叶鸢尾（*I. tenuifolia*）（图 4：17）萌发沟较宽，长宽比接近 1:1。琴瓣鸢尾系（series *Spuriae*）的 3 个种（图 3：9-11）、燕子花（*I. laevigata*）、玉蝉花及其变种萌发沟较狭长（图 5：18-20），长宽比约为 2:1。具有延伸远极沟的种类萌发沟较窄成为条带状。

多数种类远极沟膜较光滑，仅粗根鸢尾（*I. tigridia*）、琴瓣鸢尾、矮鸢尾及变色鸢尾（*I. versicolor*）等 7 个种 1 个变种或多或少具有纹饰膜（图 2：5；图 3：9-11；图 4：14-16；图 5：21）。

2.1.4 外壁覆盖层及纹饰

所研究的分类群中，仅克里米亚鸢尾（*I. chamaeiris*）（图 2：3）和粗根鸢尾（图 2：5）外壁无覆盖层，纹饰为芽孢状-杵状。其余种类具半覆盖层，纹饰为不同类型的异型网状，一些种类具游离基柱。网眼大小变异幅度较大，总体来说，有髯鸢尾亚属（subgenus *Iris*）（无覆盖层种类除外）、野鸢尾亚属和冠饰鸢尾组的花粉粒网眼较大，无附属物亚属（subgenus *Limniris*）的网眼相对较小，尤其是紫苞鸢尾系，网眼达到极小（直径＜0.5 μm）程度。蝴蝶花（*I. japonica*）和扁竹兰的花粉粒为特化的网状，前者为冠突网状，具游离基柱（图 3：7），后者则为芽孢状-网状（图 3：8）。黄菖蒲（*I. pseudacorus*）的网脊有断裂，形成不完全网（图 5：22）。

2.2 花粉形态的聚类分析

系统聚类分析（图 9）显示，在平方欧氏距离为 10 时，31 个鸢尾分类群可聚为 6 类，分别为西伯利亚鸢尾型、德国鸢尾型、短旗鸢尾型、紫苞鸢尾型、燕子花型和琴瓣鸢尾型。

西伯利亚鸢尾型主要特征为花粉粒圆球形、远极沟膜光滑、沟长度约为花粉粒周长的 1/2（长白鸢尾除外），网眼长宽多为 B 级（直径 1~5 μm），偶有 C 级（直径 5.1~10 μm）。此型种类最多，包含了 3 个亚属 3 个组 4 个系共 12 个种 1 个变型。无附属物亚属的西伯利亚鸢尾系（series *Sibericae*）、三瓣鸢尾系（series *Tripetalae*）和野鸢尾亚属的全部种类聚在此型，细叶鸢尾系（series *Tenuifoliae*）的细叶鸢尾、

冠饰鸢尾组的蝴蝶花和扁竹兰、燕子花系（series *Laevigatae*）的黄菖蒲、有髯鸢尾亚属沙生鸢尾组（section *Psammiris*）的长白鸢尾 5 个种也镶嵌在此型。

表 1　供试材料花粉形态特征

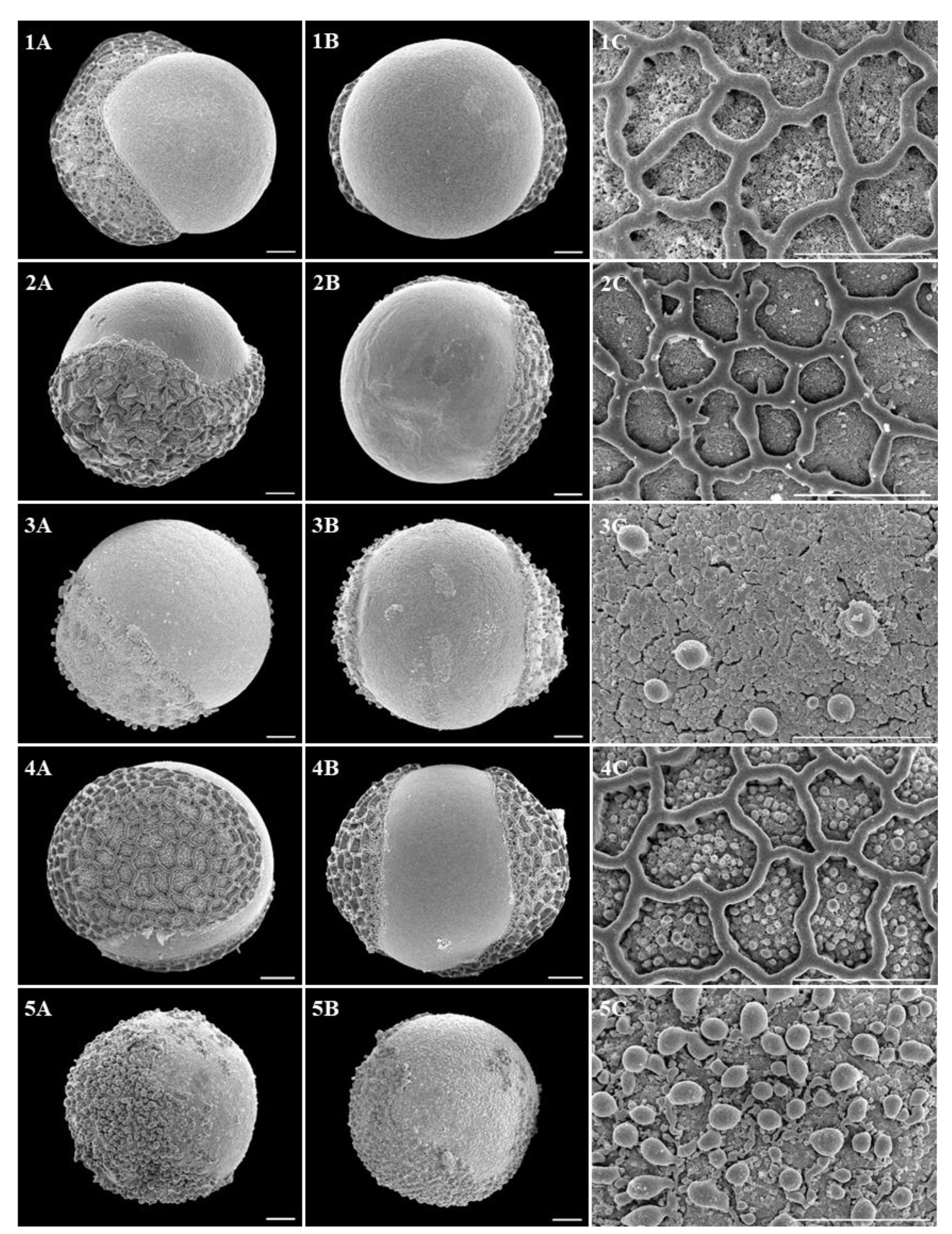
Table1　Pollen features of *Iris* taxa studied

No.	Taxa 分类群	P (μm)	E (μm)	PGS	Shape	Outline	SMem	SL	EO	LD
	有髯鸢尾亚属 Subgenus *Iris*									
	有髯鸢尾组 Section *Iris*									
1	香根鸢尾 *Iris pallida*	82.7±3.2A	78.1±4.7A	L	S	C	SM	LH	ret, col	C/C
2	膜苞鸢尾 *I. scariosa*	76.9±4.4B	78.2±5A	L	S	C	SM	LH	ret	C/B
3	克里米亚鸢尾 *I. chamaeiris*	72.7±3.8C	76.7±4.7A	L	S	C	SM	LH	gem/cl	-
	沙生鸢尾组 Section *Psammiris*									
4	长白鸢尾 *I. mandshurica*	65.2±2.5E	68.6±3.9CD	L	S	C	SM	TT	ret, col	C/C
	喜马拉雅鸢尾组 Section *Pseudoregelia*									
5	粗根鸢尾 *I. tigridia*	68.2±2.6D	69.5±2.5BCD	L	S	C	ORN	LH	gem/cl	-
	无附属物亚属 Subgenus *Limniris*									
	冠饰鸢尾组 Section *Lophiris*									
6	鸢尾 *I. tectorum*	80.7±3A	79.8±4.8A	L	S	C	SM	LH	ret, col	D/C
7	蝴蝶花 *I. japonica*	63.2±5EFG	61.2±4.4EFG	L	S	C	SM	LH	retc, col	B/B
8	扁竹兰 *I. confusa*	60±4.2H	60.3±4.6EFG	L	S	C	SM	LH	cl/ret	B/B
	无附属物组 Section *Limniris*									
	琴瓣鸢尾系 Series *Spuriae*									
9	琴瓣鸢尾 *I. spuria*	44.8±1.3NO	50.8±1.9JK	L	SO	EL	ORN	LH	mret	A/A
10	喜盐鸢尾 *I. halophila*	45.2±1.4N	55.3±2.4HI	L	SO	EL	ORN	LH	mret	B/A
11	蓝花喜盐鸢尾 *I. halophila* var. *sogdiana*	45.7±3N	53.4±1.8IJ	L	SO	EL	ORN	LH	mret	A/A
	紫苞鸢尾系 Series *Ruthenicae*									
12	紫苞鸢尾 *I. ruthenica*	38.2±1.6Q	38.1±1.4M	M	S	C	SM	LH	mret/nret	A/A
13	单花鸢尾 *I. uniflora*	42.5±2.3OP	41.5±2.9L	M	S	C	SM	LH	mret/nret	A/A
	细叶鸢尾系 Series *Tenuifoliae*									
14	矮鸢尾 *I. kobayashii*	40.1±2.2PQ	48.7±2.9K	M	SO	EL	ORN	TT-SC	ret/mret	B/A
15	囊花鸢尾 *I. ventricosa*	43.9±1.6NO	50.6±2.9JK	L	SO	EL	ORN	TT-SC	ret/mret	B/A
16	大苞鸢尾 *I. bungei*	51.4±3.4LM	58.2±2.9GH	L	SO	EL	ORN	TT-SC	ret	B/B
17	细叶鸢尾 *I. tenuifolia*	60.9±2.8GH	58.5±3GH	L	S	C	SM	LH	ret	C/B
	燕子花系 Series *Laevigatae*									
18	燕子花 *I. laevigata*	50.2±2.6LM	63.5±3.9E	L	SO	EL	SM	LH	mret	A/A
19	玉蝉花 *I. ensata*	49.2±2.2M	67.7±4.2CD	L	O	EL	SM	LH	ret/mret	B/A
20	野花菖蒲 *I. ensata* var. *spontanea*	51±4LM	72±5.1B	L	O	EL	SM	LH	ret/mret	B/A
21	变色鸢尾 *I. versicolor*	59.6±3.7HI	70.5±4.6BC	L	SO	EL	ORN	LH	ret	B/B
22	黄菖蒲 *I. pseudacorus*	65.5±3.2E	66.8±2.2D	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
	玉蝉花系 Series *Ensatae*									
23	白花马蔺 *I. lactea*	45.4±3.7N	53.4±3.3IJ	L	SO	EL	SM	LH	ret	B/B
	西伯利亚鸢尾系 Series *Sibericae*									
24	溪荪 *I. sanguinea*	61.1±2.5GH	62.4±3.5EF	L	S	C	SM	LH	ret	B/B
25	白花溪荪 *I. sanguinea* f. *albiflora*	61.1±4GH	62.5±4.4EF	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
26	西伯利亚鸢尾 *I. sibirica*	60.4±3.6GH	56±4.1HI	L	S	C	SM	LH	ret	B/B
27	北陵鸢尾 *I. typhifolia*	57.3±2.9IJ	59.6±2FG	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
	三瓣鸢尾系 Series *Tripetalae*									
28	胡氏鸢尾 *I. hookeri*	52.6±3KL	55.9±3.7HI	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
29	山鸢尾 *I. setosa*	55.1±2.4JK	55.8±2.8HI	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
	野鸢尾亚属 Subgenus *Pardanthopsis*									
30	野鸢尾 *I. dichotoma*	62.3±2.2FGH	62.9±3.5EF	L	S	C	SM	LH	ret, col	B/B
31	射干 *I. domestica*	64.7±3.4EF	70.7±4.2BC	L	S	C	SM	LH	ret, col	C/C

注：**P**. 极轴长；**E**. 赤道轴长。**PGS**. 花粉粒尺寸：**L.** 大，**M.** 中等。**Shape**. 花粉粒形状：**S.** 圆球形，**O.** 扁球形，**SO.** 近扁球形。**Outline**. 极面观轮廓：**C.** 圆形；**EL.** 椭圆形。**SMem**：远极沟膜；**SM.** 光滑，**ORN.** 具纹饰膜。**SL**. 远极沟长度：**LH.** 周长的1/2，**TT.** 周长的2/3，**SC.** 等于周长。**EO**. 外壁纹饰：**ret**. 网状，**mret**. 微网状，**nret.** 极小网状，**retc**. 冠突网状，**gem**. 芽孢状，**cl**. 杵状，**col**. 具游离基柱。**LD**. 网眼尺寸（长/宽）：**A.** ＜1 μm；**B.** 1-5 μm；**C.** 5.1~10 μm；**D.** ＞10 μm。 P列和E列数据后标不同大写字母表示差异极显著（*P*<0.01）。
Note: **P**. Polar length; **E**. Equatorial diameter. **PGS**. Size of pollen grains: **L.** Large; **M**. Medium. **Shape**: **S**. Spheroidal shape; **O**. Oblate shape, **SO**. Suboblate Shape. **Outline**: **C**. Circular outline; **EL**. Elliptic outline. **SMem**. Sulcus membrane; **SM**. Smooth, **ORN**. Ornamented. **SL**. Approximate

下同。

Length of Sulcus; **LH**. 1/2 of the circumference long; **TT**. 2/3 of the circumference long; **SC**. The same length as the circumference; **EO**. Exine ornamentation: **ret**. Reticulate, **mret**. Microreticulate, **nret**. Nanoreticulate, **retc**. Reticulum cristatum, **gem**. Gemate, **cl**. Clavate, **col**. Free standing columellae. **LD**. Lumen diameter (length/width): **A.** <1 μm, **B.** 1-5 μm, **C.** 5.1-10 μm, **D.** >10 μm. Different letters in column P and E indicate highly significant differences ($P<0.01$).

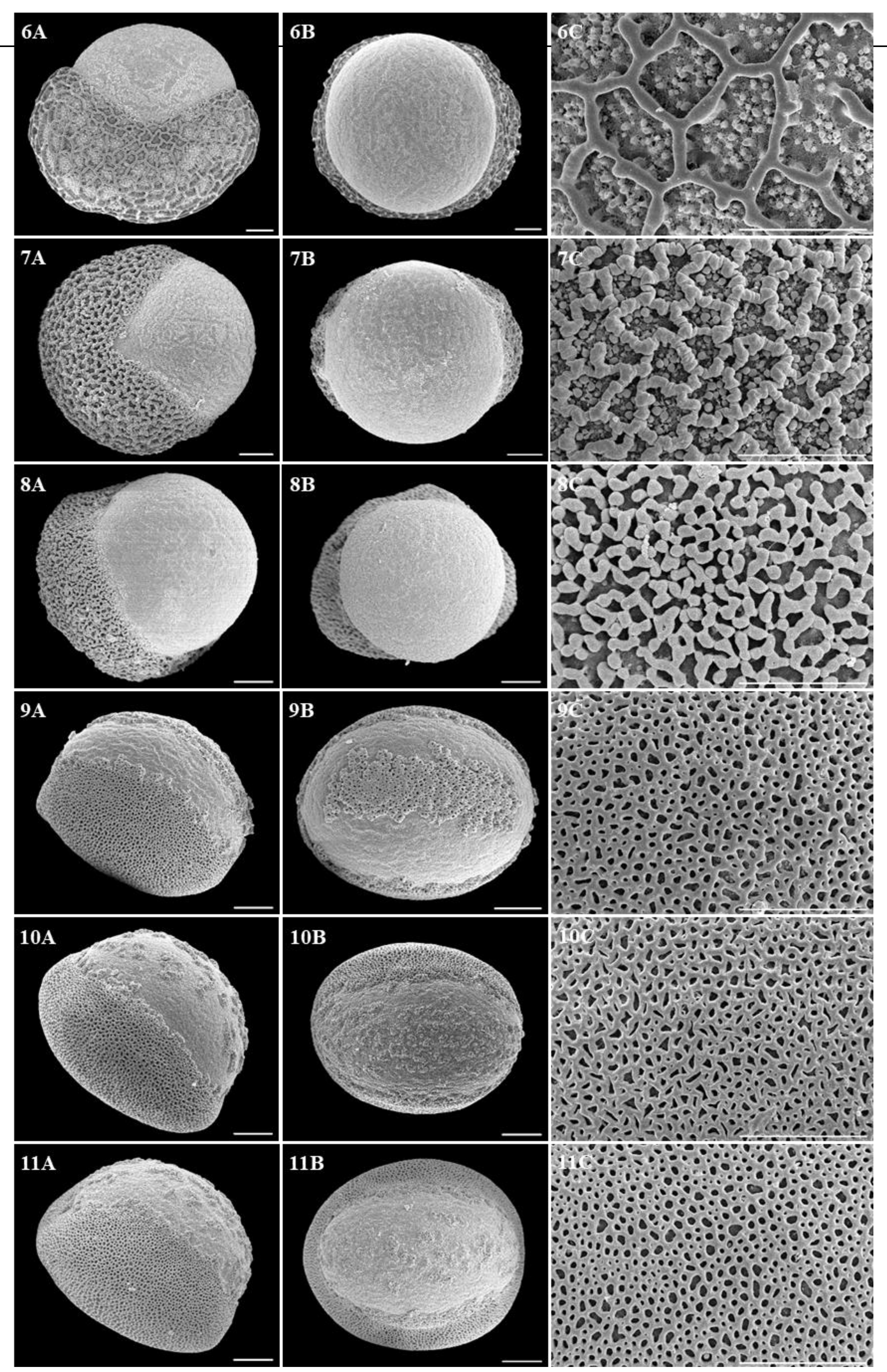


1. 香根鸢尾；**2**. 膜苞鸢尾；**3**. 克里米亚鸢尾；**4**. 长白鸢尾；**5**. 粗根鸢尾。**A**. 赤道面观；**B**. 远极面观；**C**. 外壁纹饰。比例尺：10 μm。下同。

1. *Iris pallida*; **2**. *Iris scariosa*; **3**. *Iris chamaeiris*; **4**. *Iris mandshurica*; **5.** *Iris tigridia*. **A**. Equatorial view; **B**. Polar distal view; **C**. Exine ornamentation. Scale bars 10 μm. The same below.

图 2　有髯鸢尾亚属花粉形态

Fig. 2　Pollen morphology of subgenus *Iris*

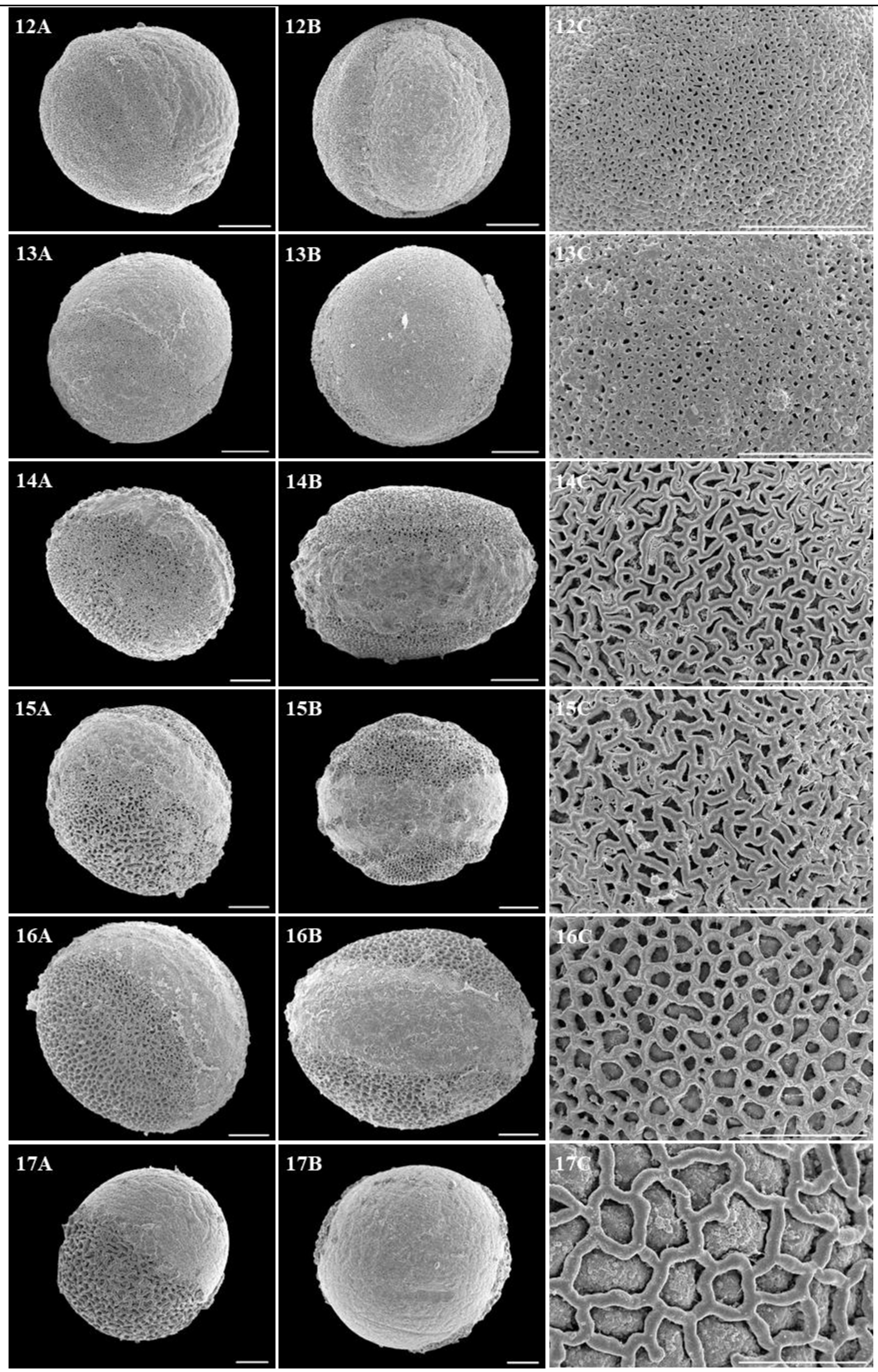


6. 鸢尾；**7**. 蝴蝶花；**8**. 扁竹兰；**9**. 琴瓣鸢尾；**10**. 喜盐鸢尾；**11**. 蓝花喜盐鸢尾。

6. *Iris tectorum*; **7**. *Iris japonica*; **8**. *Iris confusa*; **9**. *Iris spuria*; **10**. *Iris halophila*; **11**. *Iris halophila* var. *Sogdiana*.

图 3　无附属物亚属冠饰鸢尾组和琴瓣鸢尾系花粉形态

Fig. 3　Pollen morphology of subgenus *Limniris* section *Lophiris* and series *Spuriae*

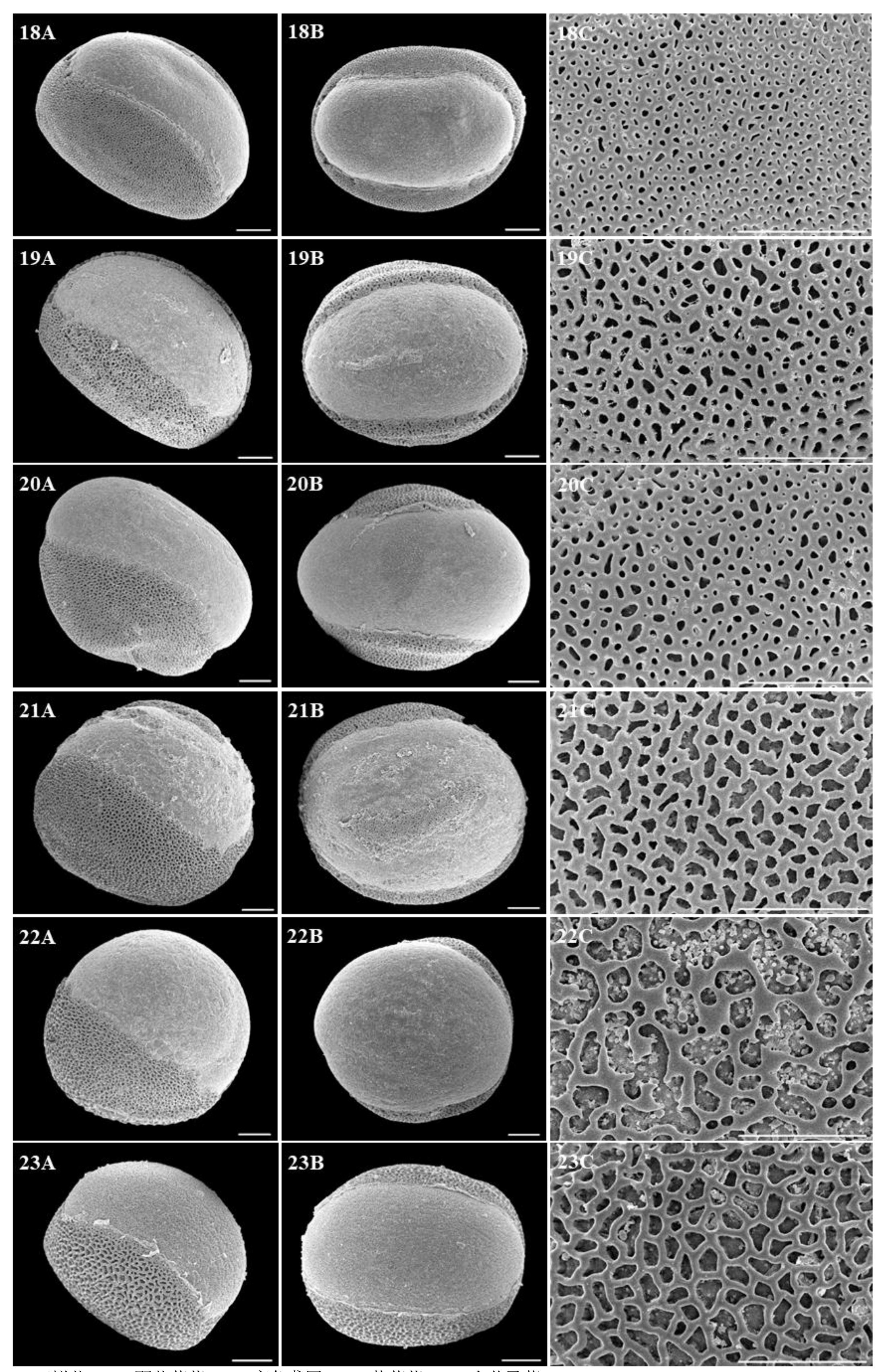


12. 紫苞鸢尾；**13**. 单花鸢尾；**14**. 矮鸢尾；**15**. 囊花鸢尾；**16**. 大苞鸢尾；**17**. 细叶鸢尾。

12. *Iris ruthenica*; **13**. *Iris uniflora*; **14**. *Iris kobayashii*; **15**. *Iris ventricosa*; **16**. *Iris bungei*; **17**. *Iris tenuifolia*.

图 4　无附属物亚属紫苞鸢尾系和细叶鸢尾系花粉形态

Fig. 4　Pollen morphology of subgenus *Limniris* series *Ruthenicae* and *Tenuifoliae*

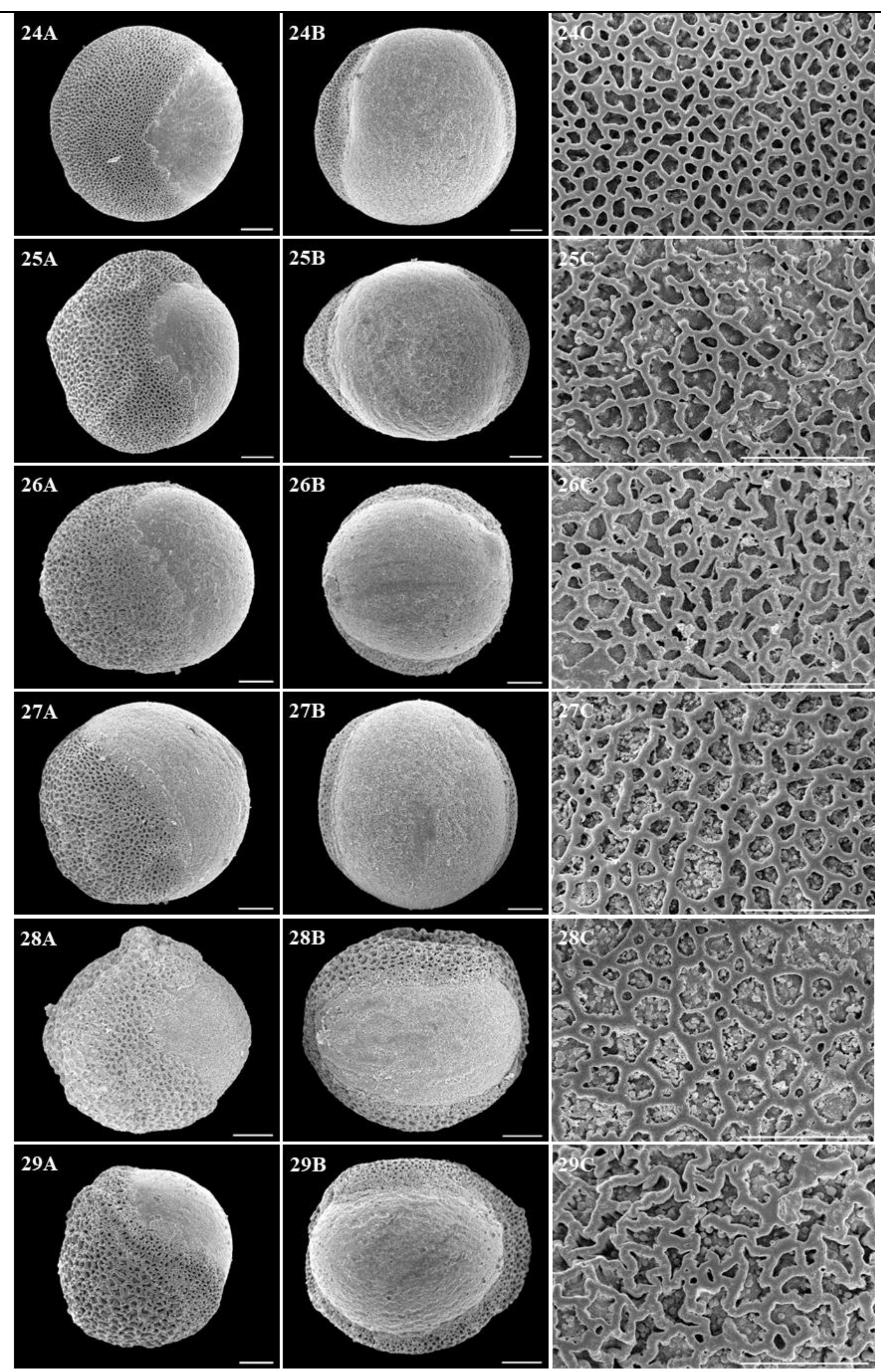


18. 燕子花；**19**. 玉蝉花；**20**. 野花菖蒲；**21**. 变色鸢尾；**22**. 黄菖蒲；**23**. 白花马蔺。

18. *Iris laevigata*; **19**. *Iris ensata*; **20**. *Iris ensata* var. *spontanea*; **21**. *Iris versicolor*; **22**. *Iris pseudacorus*; **23**. *Iris lactea*.

图 5　无附属物亚属燕子花系和玉蝉花系花粉形态

Fig. 5　Pollen morphology of subgenus *Limniris* series *Laevigatae* and *Ensatae*

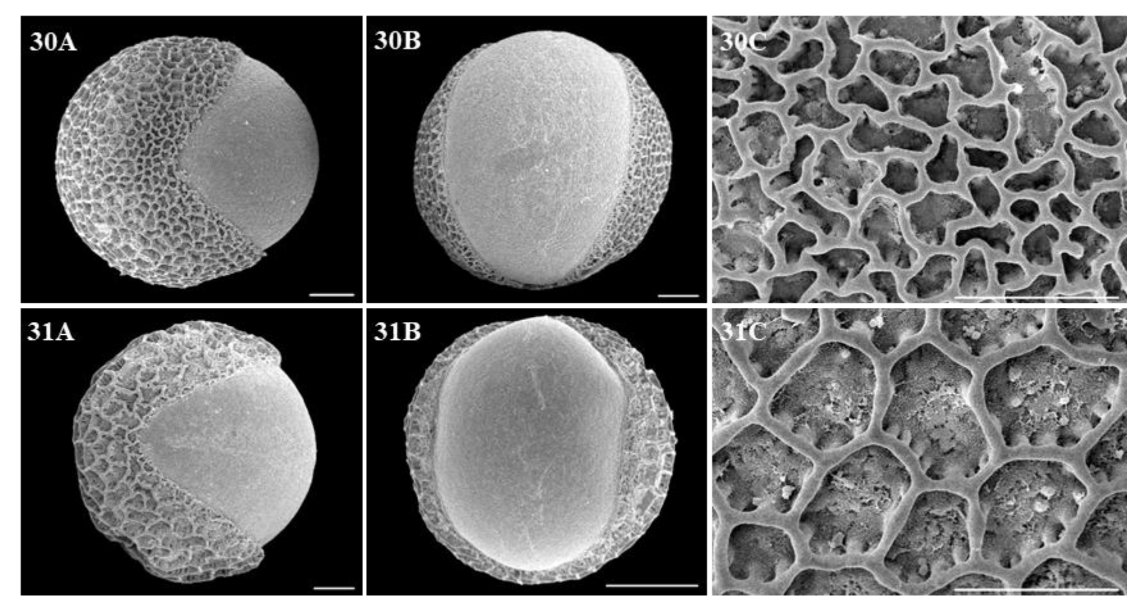


24. 溪荪；**25**. 白花溪荪；**26**. 西伯利亚鸢尾；**27**. 北陵鸢尾；**28**. 胡氏鸢尾；**29**. 山鸢尾。

24. *Iris sanguinea*; **25**. *Iris sanguinea* f. *albiflora*; **26**. *Iris sibirica*; **27**. *Iris typhifolia*; **28**. *Iris hookeri*; **29**. *Iris setosa*.

图 6　无附属物亚属西伯利亚鸢尾系和三瓣鸢尾系花粉形态

Fig. 6　Pollen morphology of subgenus *Limniris* series *Sibericae and Tripetalae*

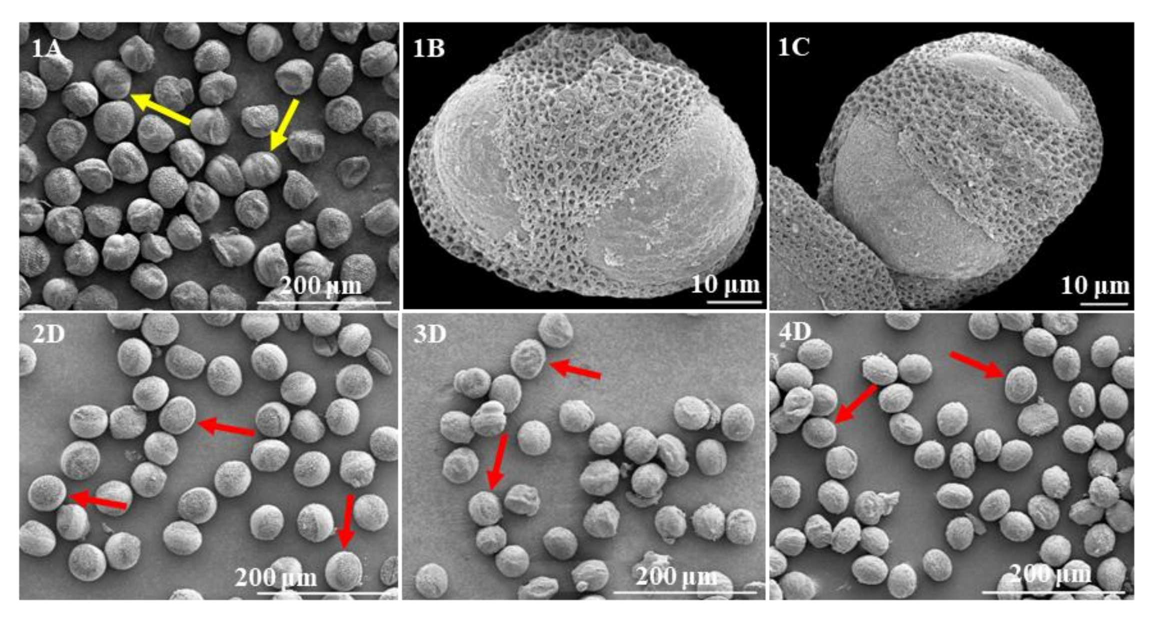


30. 野鸢尾；**31**. 射干。

30. *Iris dichotoma*; **31**. *Iris domestica*.

图 7　野鸢尾亚属花粉形态

Fig. 7　Pollen morphology of subgenus *Pardanthopsis*



1. 胡氏鸢尾；2. 大苞鸢尾；**3**. 囊花鸢尾；4. 矮鸢尾。**A**. 黄色箭头示具双极沟的花粉粒；**B**、**C**. 远极面观；**D**. 红色箭头示具环状远极沟的花粉粒。

1. *Iris hookeri* ; **2**. *Iris bungei* ; **3**. *Iris ventricosa* ; **4**. *Iris kobayashii*. **A**. Yellow arrows show disulcate pollen grains; **B**, **C**. Polar distal view; **D**. Red arrows show zonasulcate pollen grains.

图 8　具双极沟和具环状远极沟的花粉粒

Fig. 8　Disulcate and zonasulcate pollen grains

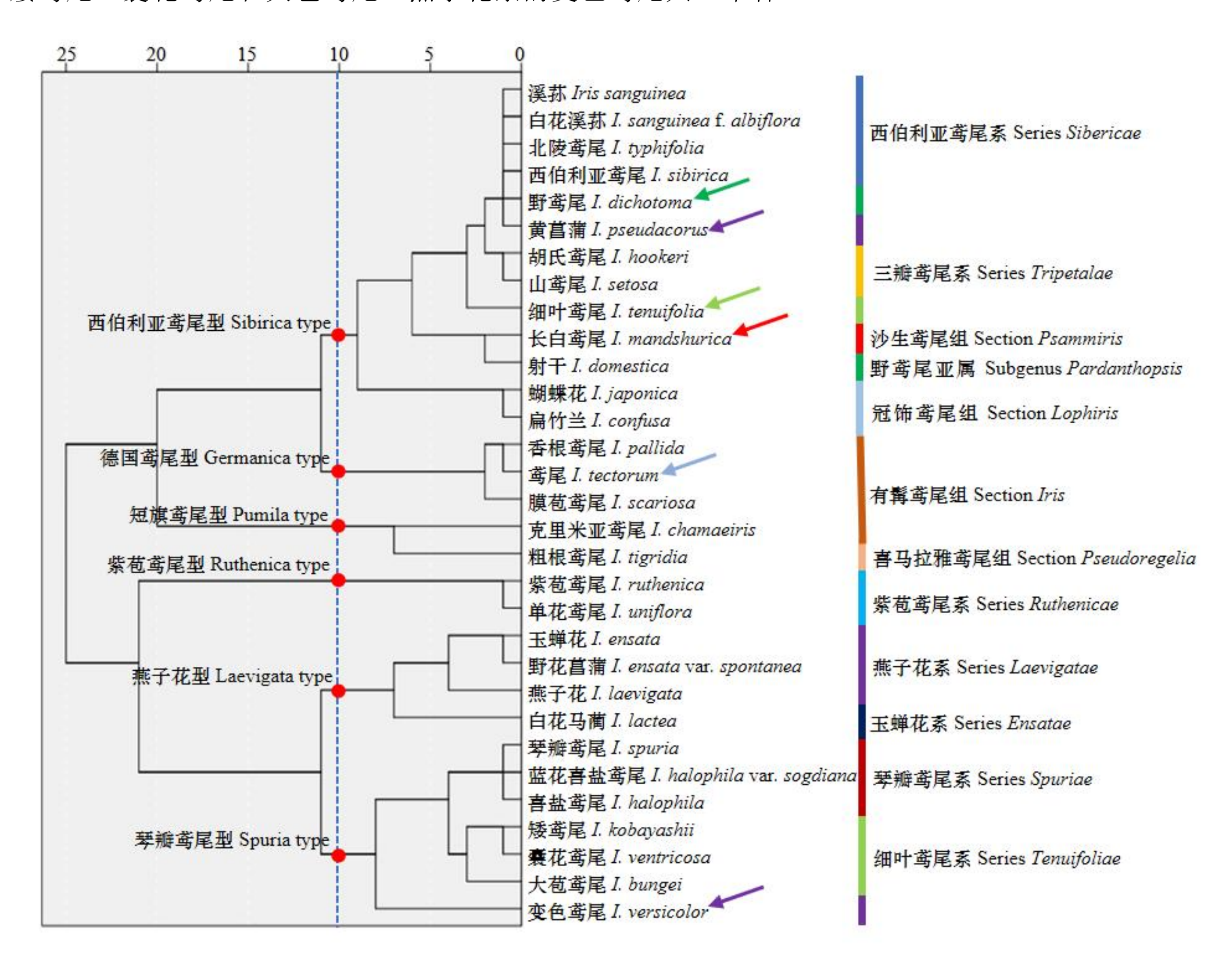
德国鸢尾型是所有类型中花粉粒最大网眼也最大的一类，花粉粒圆球形、远极沟膜光滑，远极沟较宽，长宽比约为 1:1，网眼长宽为 C 级，甚至能达到 D 级（直径＞10 μm）。此型仅有 3 种，有髯鸢尾亚属有髯鸢尾组的香根鸢尾、膜苞鸢尾和无附属物亚属冠饰鸢尾组的鸢尾（*I. tectorum*）。

短旗鸢尾型的典型特征为花粉外壁无覆盖层，外壁纹饰为芽孢状-杵状，花粉粒圆球形。此型仅有有髯鸢尾亚属有髯鸢尾组的克里米亚鸢尾和喜马拉雅鸢尾组（section *Pseudoregelia*）的粗根鸢尾 2 个种。

紫苞鸢尾型是所有类型中花粉粒最小、网眼也最小的类型，此型仅有无附属物亚属紫苞鸢尾系的紫苞鸢尾和单花鸢尾 2 个种。

燕子花型的主要特征是花粉粒扁球形或近扁球形、极面观轮廓椭圆形，网眼较小，长度和宽度为 A 级（直径＜1 μm）或 B 级。此类型仅有无附属物亚属燕子花系的燕子花、玉蝉花及其变种野花菖蒲和玉蝉花系（series *Ensatae*）的白花马蔺（*I. lactea*）共 4 个种。

琴瓣鸢尾型的主要特征是花粉粒近扁球形、极面观轮廓椭圆形，远极沟具纹饰膜，远极沟长度约为花粉粒周长的 1/2 或延伸至环状远极沟，网眼较小，长度和宽度为 A 级或 B 级。此类型含无附属物亚属琴瓣鸢尾系的琴瓣鸢尾、喜盐鸢尾及其变种蓝花喜盐鸢尾（*I. halophila* var. *sogdiana*）、细叶鸢尾系的矮鸢尾、囊花鸢尾和大苞鸢尾、燕子花系的变色鸢尾共 7 个种。



不同颜色的箭头表示该分类群未按照形态分类学的亚属、组和系的关系聚类，而是嵌入了其他的分支。

Different colored arrows show that the taxon is not clustered in accordance with the subgenera, sections and series of the morphotaxonomy, but is embedded in other clade.

图 9　31 个鸢尾属分类群孢粉学聚类结果

Fig. 9　Results of palynology clustering of 31 *Iris* taxa

总之，31 个分类群基本按照形态分类学的亚属、组和系聚在了一起，仅有少数种类镶嵌在了其他的分支（图 9 箭头所示）。野鸢尾亚属的野鸢尾和射干的花粉形状相似，聚在了西伯利亚鸢尾型这一大支，但由于野鸢尾的网眼较小，没有聚在一个小支。有髯鸢尾亚属的长白鸢尾由于特殊的萌发沟形

态（延伸远极沟）没有聚在有髯鸢尾亚属的 2 个大的分支里，而是聚在了西伯利亚鸢尾型。无附属物亚属冠饰鸢尾组的鸢尾（*I. tectorum*）有较大的花粉粒和网眼聚在了德国鸢尾型，细叶鸢尾系的细叶鸢尾由于较大的网眼和圆球形花粉粒聚在了西伯利亚鸢尾型，燕子花系的黄菖蒲和变色鸢尾分别由于不同的形状和沟膜形态聚在了西伯利亚鸢尾型和琴瓣鸢尾型。

3 讨论与结论

3.1 鸢尾属植物花粉形态的分类学意义

3.1.1 有髯鸢尾亚属的花粉形态及分类

有髯鸢尾亚属中，有髯鸢尾组的植株高度变化较大，从矮生到高生都有。沙生鸢尾组、喜马拉雅鸢尾组和果实侧裂组（section *Hexapogon*）则均为矮生的类型。本研究有髯鸢尾亚属 5 个种分属有髯鸢尾组、沙生鸢尾组及喜马拉雅鸢尾组 3 个组。聚类分析表明，5 个种被聚在 3 个大支里，其中长白鸢尾聚在西伯利亚鸢尾型，克里米亚鸢尾和粗根鸢尾聚在短旗鸢尾型，香根鸢尾和膜苞鸢尾聚在德国鸢尾型。

德国鸢尾型和短旗鸢尾型分别与 Mitić 的类型 Ⅰ 和 Ⅱ 一致（Mitić et al., 2013）。Mitić 等（2013）研究了有髯鸢尾组的 11 个种的花粉形态，认为类型 Ⅰ（德国鸢尾型）或多或少匹配高生有髯鸢尾，类型 Ⅱ（短旗鸢尾型）与矮生有髯鸢尾相匹配。本文与前人对沙生鸢尾组及果实侧裂组的孢粉学研究结果也支持这个趋势（齐耀斌和赵毓棠，1987；Colasantem et al., 1989；Halbritter & Buchne, 2016），并将矮生有髯鸢尾范围扩展至果实侧裂组及沙生鸢尾组的部分种类。但这个趋势也有例外，如膜苞鸢尾为矮生的种类，但其花粉类型却为德国鸢尾型，*I. marsica* 为高生的种类，花粉类型却为短旗鸢尾型（Colasantem et al., 1989）。矮生的膜苞鸢尾和高生的香根鸢尾花粉形态同聚为德国鸢尾型，说明二者虽然植株高度不一致，但亲缘关系较近，与分子研究中膜苞鸢尾与高生的有髯鸢尾聚为 1 支的结果相吻合（仲轶，2010；冯艺玫，2016）。

长白鸢尾的分类位置一直有争议，王玲和卓丽环（2006）认为，长白鸢尾虽为有髯鸢尾亚属，但很多特征包括种苗形态、花粉形态都与无附属物亚属相似，所以认为其是无附属物亚属与有髯鸢尾亚属之间的过渡类型。秦民坚等（2000）对中国鸢尾属植物的研究发现，从化学成分、细胞学和分布区特点来看，长白鸢尾与有髯鸢尾亚属的其他成员关系较远。本研究中，长白鸢尾的花粉外壁具半覆盖层，与同组的卷鞘鸢尾和弯叶鸢尾（*I. curvifolia*）的短旗鸢尾型不一致（齐耀斌和赵毓棠，1987），更类似高生有髯鸢尾的德国鸢尾型，但其萌发沟为延伸远极沟，与无附属物亚属的细叶鸢尾系的 3 个种比较类似。分子研究中，长白鸢尾与卷鞘鸢尾（*I. potaninii*）也未聚为 1 支（冯艺玫，2016），因此，将长白鸢尾归在沙生鸢尾组的分类位置还需进一步研究。

3.1.2 野鸢尾亚属的花粉形态及分类

野鸢尾亚属的野鸢尾和射干 2 个种由于花茎二歧状分枝，不同于其他鸢尾属植物，因此其分类位置有较大的争议。野鸢尾有花瓣状的花柱分枝，具有典型的鸢尾属的花型， Dykes（1913）、Lawrence（1953）、Rodionenko（1987）和赵毓棠（1985）将其列为鸢尾属的一个亚属。射干由于内外 2 轮花被片比较相似且柱头仅 3 浅裂，不为花瓣状，与典型鸢尾属的花型差异较大，因此一度被单独列为射干属（*Belamcanda*）。Mathew（1989）将二者均列为单型属。分子研究发现，射干嵌套在鸢尾属中，并与野鸢尾独立聚成 1 支，与有髯鸢尾亚属形成姐妹支（Wilson, 2004；Goldblatt & Mabberley, 2005；Kang et al., 2020）。本研究发现，射干和野鸢尾 2 个种花粉均为圆球形，具远极沟，为典型的鸢尾属花粉形态，均聚在西伯利亚鸢尾型，再结合二者比较相似的营养体形态特征和能够杂交结实的生物学特性，支持分子研究结果将射干划入鸢尾属，并将这 2 个种单独列为野鸢尾亚属（Wilson, 2011）。

3.1.3 无附属物亚属的花粉形态及分类

参与本次研究的无附属物亚属共有 2 个组 7 个系的 21 个种 2 个变种 1 个变型，除短旗鸢尾型外，其余 5 个类型均有无附属物亚属植物，其中紫苞鸢尾型、燕子花型和琴瓣鸢尾型的全部种类均为无附属物亚属植物。

冠饰鸢尾组是分类争议比较大的一个类群，本研究发现，冠饰鸢尾组的 3 个种的花粉形态与无附属物亚属的其他类型都相差较大，却比较类似于香根鸢尾。蝴蝶花与扁竹兰具有特化的外壁纹饰，蝴蝶花的网脊上具有明显

的次级雕纹，为典型的冠突网状。扁竹兰为芽孢状-网状，芽孢状更接近于有髯鸢尾亚属的短旗鸢尾型的特征。聚类分析表明，鸢尾（*I. tectorum*）与有髯鸢尾亚属有髯鸢尾组的香根鸢尾和膜苞鸢尾聚为 1 支，说明其与有髯鸢尾亲缘关系更近。蝴蝶花与扁竹兰聚在西伯利亚鸢尾型单独成为 1 个小支，与西伯利亚鸢尾型其他种类成为姐妹支。分子研究发现，蝴蝶花与扁竹兰亲缘关系较近，聚于 1 个支（Japonica clade），而鸢尾（*I. tectorum*）与二者亲缘关系较远，独成一个较远的支（Tectorum clade）（Guo & Wilson, 2013），本研究中三者孢粉学特征与这一结果相吻合，支持将这一类群提升为冠饰鸢尾亚属（subgenus *Lophiri*s）（Wilson, 2011）。

紫苞鸢尾系的 2 个种单独聚为 1 支，是无附属物亚属中花粉粒最小，外壁网状纹饰网眼最小的类型，孢粉学特征明显区别于其他系。结合紫苞鸢尾和单花鸢尾的种子具有假种皮的特性，支持赵毓棠（1985）将此系植物提升为组的分类地位。

琴瓣鸢尾系的 2 个种 1 个变种花粉形态比较一致，在琴瓣鸢尾型下单独聚为 1 个小支，与细叶鸢尾系的 3 个种成为姐妹支。

细叶鸢尾系的 4 个种花粉形态不一致，矮鸢尾、囊花鸢尾和大苞鸢尾花粉形态比较相似，聚为 1 支，典型特征是近扁球形并具有延伸远极沟，且出现了环状远极沟。细叶鸢尾的花粉粒圆形，网眼较大，形状更接近于香根鸢尾，但其花粉粒较小，系统聚类在西伯利亚鸢尾型，这说明细叶鸢尾与矮鸢尾、囊花鸢尾和大苞鸢尾的亲缘关系较远，另外，三者的叶片宽度、花茎长度与细叶鸢尾也存在明显差异，因此，将此 4 个种归为一个系的分类是否正确还需要进一步研究。

燕子花系的 4 个种 1 个变种花粉形态特征差异较大，燕子花、玉蝉花及其变种花粉形态比较一致，聚为 1 支，与玉蝉花系的唯一种白花马蔺成为姐妹支，共同聚为燕子花型。变色鸢尾花粉萌发沟具纹饰膜，聚在琴瓣鸢尾型，这可能与其长期栽培发生了天然杂交有关，具体原因还需进一步研究。黄菖蒲花粉圆球形，与西伯利亚鸢尾系的 4 个种聚在了一起，与 Mitić 等（2013）的研究结果一致。分子研究发现，黄菖蒲与山鸢尾聚为 1 支，和西伯利亚鸢尾形成姐妹支（Wilson, 2009），与花粉形态聚类结果相吻合，这说明黄菖蒲与山鸢尾和西伯利亚鸢尾的亲缘关系更近，将其归在燕子花系的分类位置是否正确还需要进一步研究。本研究中，黄菖蒲外壁纹饰为不完全网，与 Halbritter 等（2020）的网状结果不太一致，这可能是由于本研究所用材料为长期栽培而变异造成的，也可能是黄菖蒲的花粉外壁结构具有多态性，具体原因还需要进一步研究。

西伯利亚鸢尾系和三瓣鸢尾系 2 个系的花粉形态比较一致，聚在西伯利亚鸢尾型成为姐妹支。笔者发现，在生产实践中，溪荪（*I. sanguinea*）和西伯利亚鸢尾（*I. sibirica*）很难区分，另外，北陵鸢尾（*I. typhifolia*）的典型特征是叶片狭窄，但其实生苗的叶片宽度出现了连续性的变化，无法与溪荪准确区分。结合三者相似的孢粉学特性，支持 Boltenkov 等（2020）认为溪荪、北陵鸢尾和西伯利亚鸢尾为同一个种的结论。

综上所述，31 个分类群基本按照形态分类学的亚属、组和系聚在了一起，仅有少数种类镶嵌在其他类群。这说明鸢尾属的花粉形态既具有一致性又具有差异性，孢粉学特征可作为属内划分亚属、组和系的辅助手段。

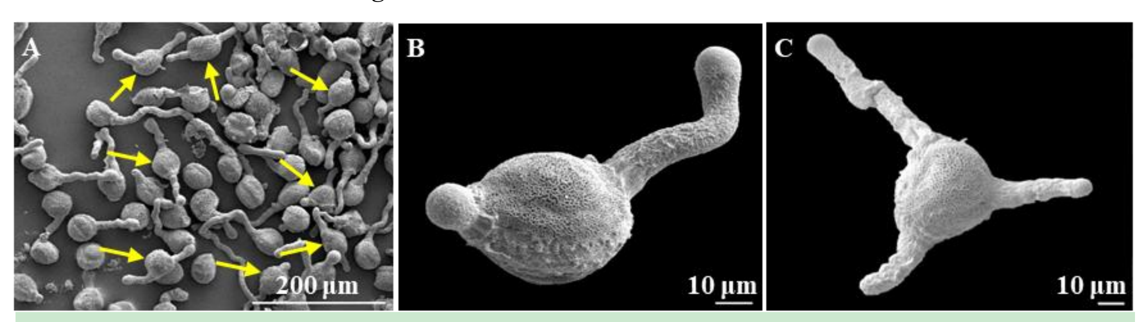
3.2 鸢尾属植物花粉形态的系统学意义

花粉的进化趋势趋向于花粉粒更大和外壁异网状（Pinar & Dönmez, 2000），且具有不同大小的较大网眼的网状外壁是派生的（Goldblatt & Thomas, 1992）。本研究结果表明，无附属物亚属（冠饰鸢尾组除外）花粉粒及网眼尺寸更小，较有髯鸢尾亚属更原始，与有根茎和无附属物是鸢尾属的祖先特征的结论相一致（Wilson, 2006）。紫苞鸢尾组拥有最小的花粉粒和最小的网眼，是所研究种类中最原始的。冠饰鸢尾组和野鸢尾亚属的花粉形态更趋向于有髯鸢尾亚属，结合系统聚类结果，本研究认为，二者可能是无附属物亚属向有髯鸢尾亚属过渡的中间类型。

德国鸢尾型花粉外壁具半覆盖层，短旗鸢尾型花粉外壁无覆盖层，按照被子植物花粉外壁结构演化规律从半覆盖层到无覆盖层的理论（王开发和王宪曾，1983），则短旗鸢尾型来源于德国鸢尾型，但是德国鸢尾型的花粉粒大于短旗鸢尾型，与花粉粒大更进化的趋势相矛盾，因此，Mitić 等（2013）及 Colasantem 等（1989）更倾向于德国鸢尾型来源于短旗鸢尾型。本研究发现，扁竹兰的外壁纹饰为

芽孢状-网状，密集的芽孢状体连接成了网状，可能是无覆盖层向半覆盖层过渡的一种类型，则支持外壁具半覆盖层更进化的理论，即德国鸢尾型来源于短旗鸢尾型。

具单沟的花粉粒被认为是种子植物中最原始的花粉粒（Pinar & Dönmez, 2000），延伸远极沟可能为更高级的环状远极沟的进化提供了可能的途径（Goldblatt & Thomas, 1992）。环状萌发区是发挥定向调节作用的最好方式，它可以通过收缩或扩张改变面积来适应花粉管的形成，主要被发现于单子叶植物的花粉中，这一现象正是其兼具有适应性和系统学价值的很好例子（Halbritter et al., 2021）。本研究中，矮鸢尾、囊花鸢尾和大苞鸢尾的延伸远极沟在有的花粉粒上已经形成环状，证实了 Goldblatt & Thomas（1992）的理论。在矮鸢尾花粉萌发试验中，笔者发现部分花粉粒可同时萌发 2 根或 3 根花粉管（图 10），囊花鸢尾和大苞鸢尾中也能见到极少量具双花粉管的花粉，这可能是这些生长在干旱地区的种类为适应恶劣的生长环境而进化出的有利变异。延伸远极沟和环状远极沟在鸢尾属中比较少见，仅 Mitić 等（2013）在琴瓣鸢尾类的 *I. graminea* 中发现延伸的远极沟，Goldblatt 等发现网脉鸢尾亚属（subgenus



A. 黄色箭头示具 2 或 3 根花粉管的花粉粒；**B**. 具 2 根花粉管的花粉粒；**C**. 具 3 根花粉管的花粉粒。

A. Yellow arrows show pollen grains with 2 or 3 pollen tubes; **B**. The pollen grain with 2 pollen tubes; **C**. The pollen grain with 3 pollen tubes.

图 10　具 2 或 3 根花粉管的矮鸢尾花粉粒

Fig. 10　Pollen grains of *Iris kobayashii* with 2 or 3 pollen tubes

Hermodactyloides）的 7 个种具有环状远极沟（Goldblatt & Thomas, 1992；Pinar & Dönmez, 2000）。

本研究发现，胡氏鸢尾出现具双极沟的异常花粉粒（图 8：1），这在鸢尾属中为首次报道，但鸢尾科中，Rudall & Wheeler（1988） 利用扫描电镜在 *Alophia*、*Cipura* 和 *Tigridia*（虎皮花属）3 个属中清楚地观察到双极沟。有学者认为，花粉萌发区数量的增加会增加潜在的萌发点，具有潜在的选择优势，保证至少有一个萌发区与柱头表面接触，从而有可能提高受精率（Dajoz et al., 1991；Furness & Rudall, 2004）。异常花粉粒产生的原因是遗传（多倍化）、化学或环境诱导，在栽培植物、观赏植物、农作物、一年生植物、无性繁殖植物和杂交种中，经常可以发生（Halbritter et al., 2021）。本研究所采用的胡氏鸢尾是栽培植物，在长期的栽培条件下，可能发生了某些有利的变异。总之，鸢尾属植物中双极沟及环状萌发沟的出现很可能具有系统学和功能上的意义，但发生原因尚不清楚，还需要进一步的研究。

3.3 鸢尾属植物花粉扫描电镜观察的材料制备方法

如何保存与制备样品获得完整清晰图片是孢粉学电镜研究的一个首要问题，鸢尾属花粉制备的常见方法有自然干燥法、临界点干燥法和 2,2-二甲氧基丙烷（DMP）直接法。自然干燥法直接用干燥花粉喷金观测，周期短，成本低，但仅适宜某些外壁比较坚硬的花粉，对外壳比较软的花粉会导致收缩变形（张国云等，2016）。鸢尾属植物孢粉学研究多采用此法（杨瑞林，2002；余小芳等，2010；马玉梅等，2017；Georgescu & Dobrin, 2023），但未获得理想的图片。本研究发现，鸢尾属植物花粉外壁较薄，采用自然干燥法处理的花粉（扁竹兰与胡氏鸢尾），收缩变形严重，萌发沟内陷，形状变为舟形，外壁纹饰亦模糊不清。临界点干燥法需要进行化学固定、脱水、临界点干燥 3 个步骤，可能会导致外壁收缩，但花粉的形状、大小和萌发区通常都能得到很好的保存（Halbritter, 1998）。Goldblatt & Thomas（1992）和 Choi（2022）采用临界点干燥法制备鸢尾属植物花粉样品，获得了较为理想的效果。本研究也采用了临界点干燥法，虽然少数种类出现外壁收缩的情况，但花粉形状、大小、萌发区和外壁纹饰等重要细节保存良好。储存干燥后的花粉（扁竹兰与胡氏鸢尾）先用戊二醛进行固定，再进行临界点干燥，花粉粒还能基本保持圆球形，虽然大部

分花粉粒外壁皱缩，但萌发区没有内陷，有部分花粉能保持正常形态，外壁纹饰清晰，能够满足研究要求，这为鸢尾属植物储存干燥后的花粉制备提供了一种新的方法。DMP 直接法与临界点干燥法比较相似，将新鲜样品直接浸入到酸化的 DMP 溶液中，完成固定和脱水两个步骤，经丙酮中间液反应后，再进行临界点干燥。此法能够使水合花粉粒的重要细节保存良好，避免收缩、变形或溶解，获得干净而清晰的图片（Halbritter, 1998）。DMP 直接法在国外应用较多，Mitić 等（2013）对克罗地亚及其周边地区的花粉进行孢粉学研究也是用此法制备样品，获得了清晰而干净的图片。结合前人的研究结果，本研究认为，自然干燥法不宜用来制备鸢尾属花粉，可采用临界点干燥法或者 DMP 直接法。

综上所述，本文所研究的鸢尾属 31 个分类群的花粉形态既具有一致性又具有差异性，孢粉学特征可作为属内划分亚属、组和系的辅助手段，也可为鸢尾属植物亚属间、组间、系间及种间的亲缘关系、系统进化提供孢粉学依据。临界点干燥法或 DMP 直接法适宜用来制备鸢尾属花粉。

参考文献

BOLTENKOV E, ARTYUKOVA E, KOZYRENKO M, et al., 2020. *Iris sanguinea* is conspecific with *I. sibirica* (Iridaceae) according to morphology and plastid DNA sequence data [J]. PeerJ, 8: e10088.

CHENG L, FENG SC, XIAO YE, et al., 2021. Advances in molecular phylogeny of *Iris* [J]. Guihaia, 41(1): 31-39. [程琳，奉树成，肖月娥，等，2021. 鸢尾属分子系统发育学研究进展 [J]. 广西植物，41(1)：31-39.]

CHOI B, RYU J, JANG TS, 2022. Can pollen exine ornamentation contribute to species delimitation in Korean *Iris* L. taxa (Iridaceae)? [J]. Palynology, 46(4): 1-9.

COLASANTEM M, DIFFORD M, VOSA CG, 1989. Scanning electron microscopy of some critical bearded Irises polle preliminary observations [J]. Webbia, 43(2): 339-350.

DAJOZ I, TILL-BOTTRAUD I, GOUYON PH, 1991. Evolution of pollen morphology [J]. Science, 253(5015): 66-68.

DÖNMEZ EO, PINAR M, 2001. The clypeate pollen grains of Turkish *Iris* L. (Iridaceae): subgenus *Scorpiris* sach [J]. Turkish Journal of Botany, 25(2): 57-62.

DYKES WR, 1913. The genus *Iris* [M]. New York: Dover Publications: 124-178.

FENG YM, 2016. Molecular phylogenetics of some *Iris* species in China based on ITS and *matK* markers [D]. Sichuan: Sichuan Agricultural University: 44. [冯艺玫，2016. 基于ITS和*matK*基因的中国鸢尾属部分种的系统分类研究 [D]. 四川：四川农业大学：44.]

FURNESS CA, RUDALL PJ, 2004. Pollen aperture evolution–a crucial factor for eudicot success? [J]. Trends in plant science, 9(3): 154-158.

GEORGESCU MI, DOBRIN A, 2023. The pollen morphology of different *Iris* L. species from Romania [J]. Scientific Papers. Series B. Horticulture, 67(1): 376-381.

GOLDBLATT P, MABBERLEY DJ, 2005. *Belamcanda* included in *Iris*, and the new combination *I. domestica* (Iridaceae: Irideae) [J]. Novon, 15(1): 128-132.

GOLDBLATT P, THOMAS AL, 1992. Pollen apertures, exine sculpturing and phylogeny in Iridaceae subfamily Iridoideae [J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 75(3-4): 301-315.

GUO, JY, WILSON CA, 2013. Molecular phylogeny of crested *Iris* based on five plastid markers (Iridaceae) [J]. Systematic Botany, 38(4): 987-995.

HALBRITTER H, 1998. Preparing living pollen material for scanning electron microscopy using 2, 2-dimethoxypropane (DMP) and critical-point drying [J]. Biotechnic & Histochemistry, 73(3): 137-143.

HALBRITTER H, BUCHNER R, 2016. *Iris hookeriana*. In: PalDat - A palynological database [EB/OL]. https://www.paldat.org/pub/Iris_hookeriana/302857; accessed 2024-07-22.

HALBRITTER H, AUER W, SVOJTKA M, 2020. *Iris pseudacorus*. In: PalDat-A palynological database [EB/OL]. https://www.paldat.org/pub/Iris_pseudacorus/304784; accessed 2024-07-25.

HALBRITTER H, SILVIA U, FRIOGEIR G, et al., 2021. Illustrated pollen terminology [M]. 2nd ed. YAO YF, LI JF, XIE G, et al., trans. Wuhan: Hubei Science Technology Press: 8-426. [海德玛莉·哈布里特，西尔维亚·乌尔里希，弗里盖尔·格里姆松，等，2021. 图解花粉术语 [M]. 2版. 姚轶锋，李金峰，谢淦，等译. 武汉：湖北科学技术出版社：8-426.]

KANG YJ, KIM S, LEE J, et al., 2020. Identification of plastid genomic regions inferring species identity from de novo plastid genome assembly of 14 korean-native *Iris* species (Iridaceae) [J]. PLoS ONE, 15(10): e0241178.

LAWRENCE GHM, 1953. A reclassification of the genus *Iris* [J]. Gentes Herb, 8: 346-371.

LI TQ, CAO HJ, KANG MS, et al., 2011. Pollen flora of China woody plants by SEM [M]. Beijing: Science Press: 4-11. [李天庆，曹慧娟，康木生，等，2011. 中国木本植物花粉电镜扫描图志 [M]. 北京:科学出版社：4-11.]

MATHEW B, 1989. The *Iris* [M]. London: Batsford: 89-156

MA YM, ZHANG Y, QIN JY, et al., 2017. Pollen morphology, viability and stigma receptivity of *Iris scariosa* Willd [J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 54(1): 110-116. [马玉梅，张云，秦景逸，等，2017. 膜苞鸢尾花粉形态、活力与柱头可授性研究 [J]. 新疆农业科学，54(1)：110-116.]

MITIĆ B, HALBRITTER H, ŠOŠTARIĆ R, et al., 2013. Pollen morphology of the genus *Iris* L. (Iridaceae) from Croatia and surrounding area: taxonomic and phylogenetic implications [J]. Plant Systematics and Evolution, 299(1): 271-288.

MU SH, PENG ZH, QIE GF, et al., 2011. Genetic diversity of *Iris* determined by AFLP markers [J]. Journal of Northeast Forestry University, 39(1): 124-126. [牟少华，彭镇华，郄光发，等，2011. 部分鸢尾属植物的 AFLP 标记 [J]. 东北林业大学学报，39(1)：124-126.]

PINAR NM, DÖNMEZ EO, 2000. Pollen morphology of Turkish *Iris* L. (Iridaceae) with reference to evolutionary trends at the infrageneric level [J]. Israel Journal of Plant Sciences, 48(2): 129–141.

QI YB, ZHAO YT, 1987. Studies on the pollen morphology of the genus *Iris* in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 25(6): 430-436. [齐耀斌，赵毓棠. 1987. 中国鸢尾属花粉形态研究 [J]. 植物分类学报，25(6)：430-436.]

QIN MJ, XU LS, TOSHIHIRO T, et al., 2000. A preliminary study on the distribution pattern of isoflavones in rhizomes of *Iris* from China and its systematic significance [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica,38(4): 343-349. [秦民坚，徐珞珊，田中俊弘，等，2000. 中国鸢尾属植物根茎中异黄酮类成分分布的初步研究及其系统学意义 [J]. 植物分类学报，38(4)：343-349.]

RODIONENKO GI, 1987. The genus *Iris*. (English translation) [M]. London: The British Iris Society: 132-143.

RUDALL P, WHEELER A, 1988. Pollen morphology in *Tigridieae* (Iridaceae) [J]. Kew Bulletin, 43(4): 693-701.

ULRICH S, HESSE M, BRÖDERBAUER D, et al., 2013. *Calla palustris* (Araceae): New palynological insights with special regard to its controversial systematic position and to closely related genera [J]. Taxon, 62(4): 701-712.

WANG KF, WANG XZ, 1983. Palynology introduction [M]. Beijing: Beijing University Press: 30-34. [王开发，王宪曾. 1983. 孢粉学概论 [M]. 北京：北京大学出版社：30-34.]

WANG L, ZHUO LH, 2006. Systematic classification of some species of *Iris* based on its sequences [J]. Journal of Northeast Forestry University, 34(4) : 54-56+75. [王玲，卓丽环，2006. 基于 ITS 序列的鸢尾属植物部分种的系统分类 [J]. 东北林业大学学报，34(4)：54-56+75.]

WILSON CA, 2004. Phylogeny of *Iris* based on chloroplast *matK* gene and *trnK* intron sequence data [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 33(2): 402-412.

WILSON CA, 2006. Patterns of evolution in characters that define *Iris* subgenera and sections [J]. Aliso, 22(1): 425-433.

WILSON CA, 2009. Phylogenetic relationships among the recognized series in *Iris* section *Limniris* [J]. Systematic Botany, 34(2): 277-284.

WILSON CA, 2011. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data [J]. Taxon, 60(1): 27-35.

WU HX, LIU LT, LIAO BY, et al., 2012. Pollen morphology and resuting taxonomic implications of 20 *Eucalyptus* species and progenies [J]. Journal of Central South University of Forestry Technology, 32(3): 29-36. [武海霞，刘丽婷，廖柏勇，等，2012. 20 种桉树及杂交种的花粉形态分析及分类学意义 [J]. 中南林业科技大学学报，32(3)：29-36.]

YANG RL, 2002. Examination on pollen morphology of *Belamcanda chinensis* (L.) Dc. and *Iris lactea* var. *chinensis* Koidz [J]. Guihaia, 22(3): 237-238+290. [杨瑞林，2002. 射干和马蔺的花粉形态 [J]. 广西植物，22(3)：237-238+290.]

YU XF, ZHANG HQ, HE XM, et al., 2010. Pollen morphology of 12 species of *Iris* L. and its systematic significations [J]. Acta Horticulturae sinica, 37(7): 1175-1182. [余小芳，张海琴，何雪梅，等，2010. 鸢尾属 12 种（变种）植物花粉形态及其系统学意义 [J]. 园艺学报，37(7)：1175-1182.]

ZHANG GY, ZHANG WT, YAO JN, et al., 2016. Characterization of several pinus species pollens via different treatments by SEM [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 35(1): 49-52. [张国云，张雯婷，姚娟妮，等，2016. 不同处理条件下几种松树花粉的扫描电镜观察 [J]. 电子显微学报，35(1)：49-52.]

ZHAO YT, 1985. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Vol. 16(1) [M]. Beijing: Science Press: 133-197. [赵毓棠，1985. 中国植物志第16卷第1分册 [M]. 北京:科学出版社：133-197.]

ZHAO YT, NOLTIE HJ, MATHEW B, 2000. Iridaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 24: 297–313.

ZHONG Y, 2010. The system classification research base on multi-genome of some *Iris* species. [D]. Heilongjiang: Northeast Forestry University: 27. [仲铁，2010. 基于多基因组的鸢尾属部分种的系统分类研究 [D]. 黑龙江：东北林业大学：27.]